

Une nouvelle espèce du genre *Atractus* (Colubridae, Serpentes) de la Guyane française

par Jean-Pierre GASC et M. T. RODRIGUES *

Résumé. — Description d'une nouvelle espèce de Colubridés à mode de vie caché, provenant du Haut Oyapock (Guyane française). Les deux spécimens (un mâle et une femelle adultes) de cette forme de petite taille sont attribués au genre *Atractus* Wagler, 1828, bien que, par deux caractères considérés comme taxinomiquement importants, la présence de fossettes apicales et de tubercules sur les écailles dorsales, ils se distinguent des espèces connues de ce genre. Cette nouvelle espèce pose donc le problème de la délimitation du genre *Atractus* qui, comme *Geophis* avec lequel elle présente des points communs, pourrait se révéler un ensemble hétérogène.

Abstract. — Description of a new species of a secretive Colubrid, from the upper basin of the river Oyapock (French Guiana). The adult specimens (one male and one female) of this small form are placed inside the genus *Atractus* Wagler, 1828, although two taxonomically important characters, the presence of paired apical pits, and tubercles on the dorsal scales separate it from all the known species of this genus. Therefore this new species rises the problem of the exact limits of the genus *Atractus*, which, as *Geophis* with which it shares some features in common, could be looked in the future as an heterogeneous set.

Resumo. — Descrição de uma nova espécie de Colubrideo procedente do Alto Oiapoque, Guiana Francesa. Os dois espécimes conhecidos desta pequena forma (macho e fêmea adultos) são atribuídos ao gênero *Atractus* Wagler, 1828.

Ela difere de todas as espécies do gênero pela presença de fossetas apicais e tubérculos nas escamas dorsais. A presença destes caracteres em *Geophis*, recoloca o problema dos limites genéricos entre este e *Atractus*, que poderão se revelar conjuntos heterogêneos.

La régularité des missions organisées ces dernières années en Guyane française par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris a permis de réunir une importante collection de Serpents. La collaboration de P. et F. GREHAND, qui ont vécu plusieurs années en forêt pour les besoins de leurs travaux sur les rapports des Indiens Wayãpis avec le milieu naturel, a permis la découverte de cette nouvelle espèce de Colubridés à mœurs cachées. Son insertion dans les cadres génériques existants pose actuellement des problèmes qui ne seront résolus que par une révision d'ensemble des espèces des genres *Atractus* et *Geophis*, et sans doute la découverte de nouvelles formes dans l'ensemble guyano-amazonien.

* Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Atractus zidoki nov. sp.

ÉTYMOLOGIE : Nous voulons, par le nom de cette nouvelle espèce, honorer les Indiens Wayâpi sur le territoire desquels les spécimens ont été trouvés. Comme il existe déjà plusieurs espèces animales dédiées à cette ethnie parmi les Acridiens et les Amphibiens, nous avons choisi le nom du chef, le capitaine Zidok, vivant actuellement dans le voisinage de Trois-Sauts.

HOLOTYPE : MNHN Paris n° 1977-1601 ♂ (Laboratoire des Amphibiens et Reptiles). L'individu mâle a été choisi comme holotype en raison de son meilleur état de conservation et de l'intérêt des hémipénis dans la taxinomie des Serpents.

PARATYPE : MNHN Paris n° 1977-1602 ♀ même localité.

LOCALITÉ-TYPE : Trois-Sauts, Haut Oyapock, Guyane française. Collection Pierre GRENAND (n° GRH 90). Les Indiens Wayâpis, originaires semble-t-il d'un bassin affluent du moyen Amazone, se sont progressivement rapprochés de la ligne de partage des eaux entre la Guyane et le Brésil puis sont passés en Guyane. La localité de Trois-Sauts est définie sur le plan géographique par des rapides (sauts). Les Indiens, qui étaient encore à une époque récente installés nettement au-dessus des sauts, ont établi deux villages immédiatement en aval de cet accident. La région est entièrement recouverte de forêt, à l'exception de quelques affleurements dénudés du socle cristallin.

DIAGNOSE

Espèce de petite taille et au corps élancé (diamètre entre 4 et 5 mm vers le milieu du corps pour 258 mm ♀ et 285 mm ♂ de longueur totale), caractérisé par :

- 17 rangées d'écailles lisses dans la région moyenne du tronc à fossettes apicales paires, et portant des tubercules dans la région précloacale,
- loréale courte en contact avec l'œil, plus petite que la nasale postérieure,
- 4 dents maxillaires coniques recourbées vers l'arrière, distantes les unes des autres, plus une minuscule dent sur le talon postérieur de l'os (processus ptérygoïde),
- coloration à fond sombre sur le dos avec un motif longitudinal et rose saumon sur le ventre (devenant crème dans le fixateur),
- un hémipénis cylindrique à sillon spermatique bifurqué et sans cupules apicales.

DESCRIPTION

Plaques céphaliques (fig. 1)

La plaque *rostrale* est très visible sur la face dorsale, la longueur de la portion visible étant presque égale à la longueur d'une internasale. Hauteur : 0,6 mm ; largeur : 1,7 mm. Il est difficile de comparer les dimensions linéaires de la rostrale avec les autres plaques, en raison de sa très forte convexité. On peut néanmoins dire que sa surface est importante

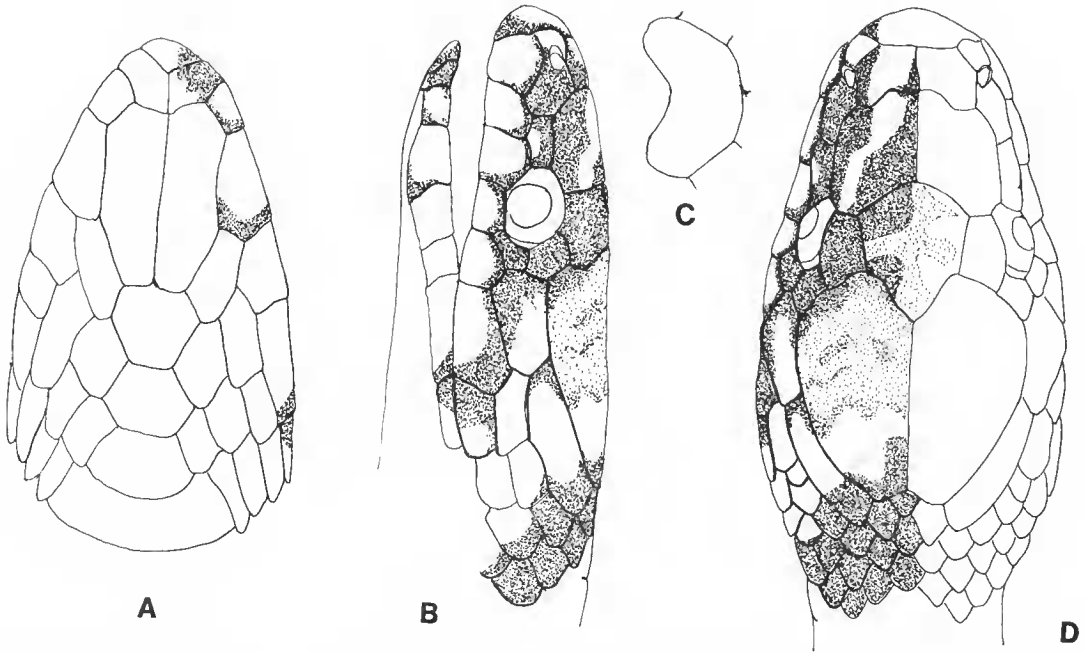


FIG. 1. — *Atractus zidoki* nov. sp. A, B, D, tête, vues ventrale, latérale et dorsale ; C, face antérieure de la plaque rostrale.

si on prend les préfrontales comme référence (sa largeur est légèrement supérieure à celle des préfrontales).

La suture des *préfrontales* avec les *internasales* est plus longue (1,6 mm) que leur suture médiane (1 mm).

La *frontale* mesure 2,3 mm de long chez l'exemplaire mâle, 1,8 mm chez l'exemplaire femelle.

La *nasale* postérieure est beaucoup plus grande que la *loréale* (1,1 mm de long contre 0,6 mm). Cette dernière est à peine plus longue que haute ou même aussi haute que longue.

La *postoculaire* supérieure est plus grande que l'inférieure.

Les *labiales supérieures*, au nombre de 7, sont à peu près d'égales dimensions jusqu'à la 5^e, la 6^e étant la plus grande de la série. L'œil est bordé par la 3^e et la 4^e.

Les 7 plaques *labiales inférieures* bordent la mandibule ; les 3 premières sont en contact avec la mentonnière qui est isolée de la symphysaire par la réunion sur la ligne médiane de la première paire.

Nombre et forme des écailles sur le corps

Il y a 17 rangées d'écailles tout le long du corps. Elles sont lisses, à l'exception des trois premières rangées chez le mâle dans la région précédant l'ouverture cloacale (fig. 2). En effet, sur une longueur des 16-17 dernières ventrales (en avant de la plaque anale), la rangée

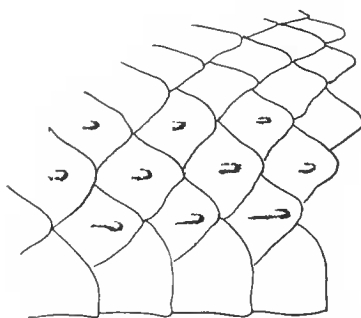


FIG. 2. — *Atractus zidoki* nov. sp. Vue latérale, côté gauche, dans la région précédant le cloaque.

paraventrals puis la seconde et la troisième montrent une petite éminence dans le tiers postérieur de l'écaille ; cette éminence se prolonge nettement sur la rangée 1 par une crête mousse. Ces reliefs disparaissent brusquement au niveau de la plaque anale. Chez la femelle, ils sont à peine perceptibles, et seulement dans les quelques rangées qui précèdent le cloaque.

En outre, les écailles dorsales possèdent des fossettes apicales (fig. 3). La petite taille de ces écailles et leur forte pigmentation rendent ces fossettes à peu près invisibles à l'examen simple de la surface du tégument. Il est nécessaire de prélever des fragments de l'épi-

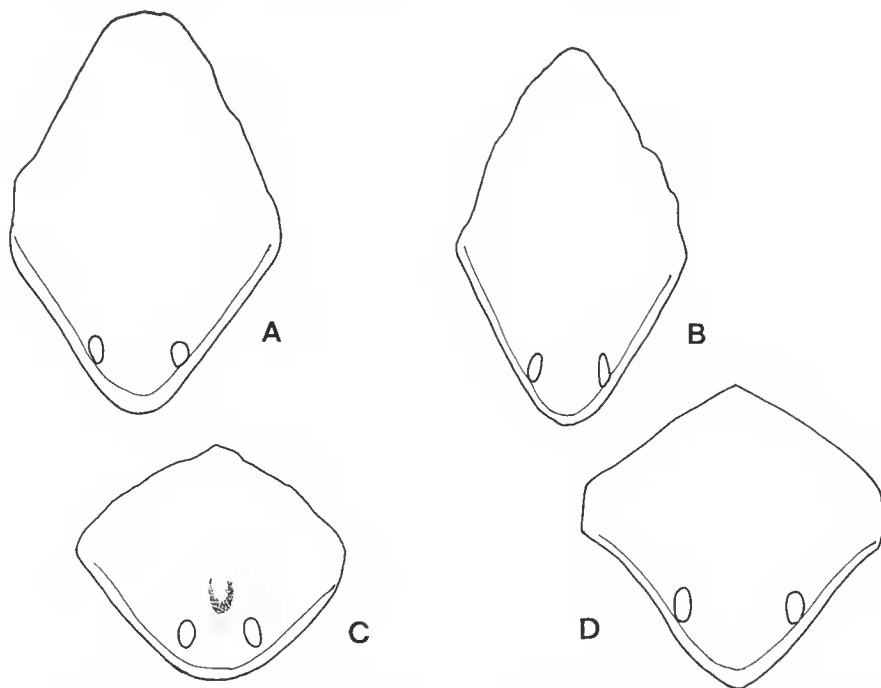


FIG. 3. — *Atractus zidoki* nov. sp. Écailles dorsales. A, région antérieure ; B, région moyenne ; C, région précloacale ; D, région caudale.

derme corné soit à l'aide d'un ruban adhésif, soit à la pince, et d'observer les écailles en lumière transmise à un assez fort grossissement.

Chaque fossette est située près du bord libre renforcé de l'écaille, non pas directement à l'apex, mais à une certaine distance. C'est pourquoi elle est assez largement séparée de sa symétrique, en particulier dans la région caudale.

Chez la femelle, le nombre des ventrales est de 197 (+ 3 étroites en arrière de la mentonnière), et celui des sous-caudales divisées 27. Chez le mâle, il y a 185 (+ 3) ventrales et 42 sous-caudales divisées.

Coloration

La teinte dorsale, sombre, du corps (fig. 4) tranche nettement avec la teinte rose saumon de la face ventrale, qui tend à virer au crème dans le liquide de conservation. Le détail de la coloration dorsale, observée à la loupe binoculaire, est assez complexe, dépendant de la plus ou moins grande concentration du pigment noir d'une rangée à une autre des écailles : le bord latéral des écailles ventrales porte une tache à densité maximum (noir).

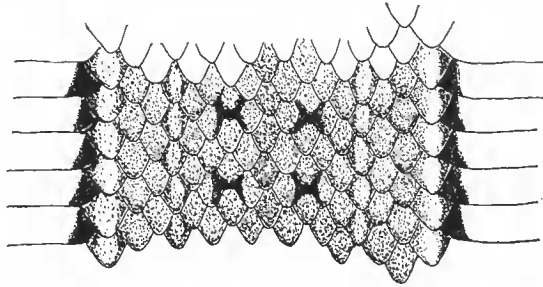


FIG. 4. — *Atractus zidoki* nov. sp. Répartition du pigment dans la région moyenne du corps.

Sur chaque écaille de la première rangée le pigment est concentré sur les bords latéral et médial, de telle sorte que cette rangée est parcourue par une ligne longitudinale claire. Une même distribution du pigment se rencontre sur la 4^e rangée, mais de manière moins nette, la ligne claire étant donc peu visible. La 7^e rangée montre des taches en X constituées par la concentration pigmentaire sur les bords postérieur et antérieur de deux écailles successives et les bords latéral et médial des écailles adjacentes des 6^e et 8^e rangées. Ces taches se répètent à peu près régulièrement toutes les 3 écailles. Enfin la rangée médio-dorsale (9^e) est un peu plus densément pigmentée.

La tête est assez richement ornée (fig. 1) : le pigment noir borde la rostrale qui apparaît donc claire à son apex, la région des sutures entre internasale et nasales (la postérieure est même envahie complètement), entre préfrontale et loréale, ainsi que le pourtour de l'œil. Il joint l'œil (postoculaire) à la commissure buccale (7^e supra et infralabiales) en traversant obliquement la temporale antérieure et la 6^e supralabiale.

Une bande claire traverse la région postérieure de la tête, depuis la partie postcommissurale (temporales postérieures) jusqu'au 3^e quart postérieur des pariétales. Sur la face

dorsale, le pigment s'étend symétriquement le long de la suture médiane des préfrontales, sur le pourtour de la frontale en dessinant des indentations, puis de façon diffuse sur les deux tiers antérieurs des pariétales. Enfin un collier noir (densité maximum du pigment) s'étend d'un côté à l'autre sur 3 rangées transversales, mordant sur la temporale postérieure supérieure et sur les pariétales.

Proportions générales du corps

La queue de la femelle représente 8,5 % de la longueur totale, celle du mâle 15 %. Mais il faut signaler que le tronc de ces deux spécimens adultes, dont la tête a sensiblement la même taille, est plus court chez le mâle, comme le montre d'ailleurs le nombre des écailles ventrales (185 contre 197).

Le diamètre du corps dans la région moyenne est d'environ 4,5 mm soit un pourcentage de 1,6 à 1,75 par rapport à la longueur totale.

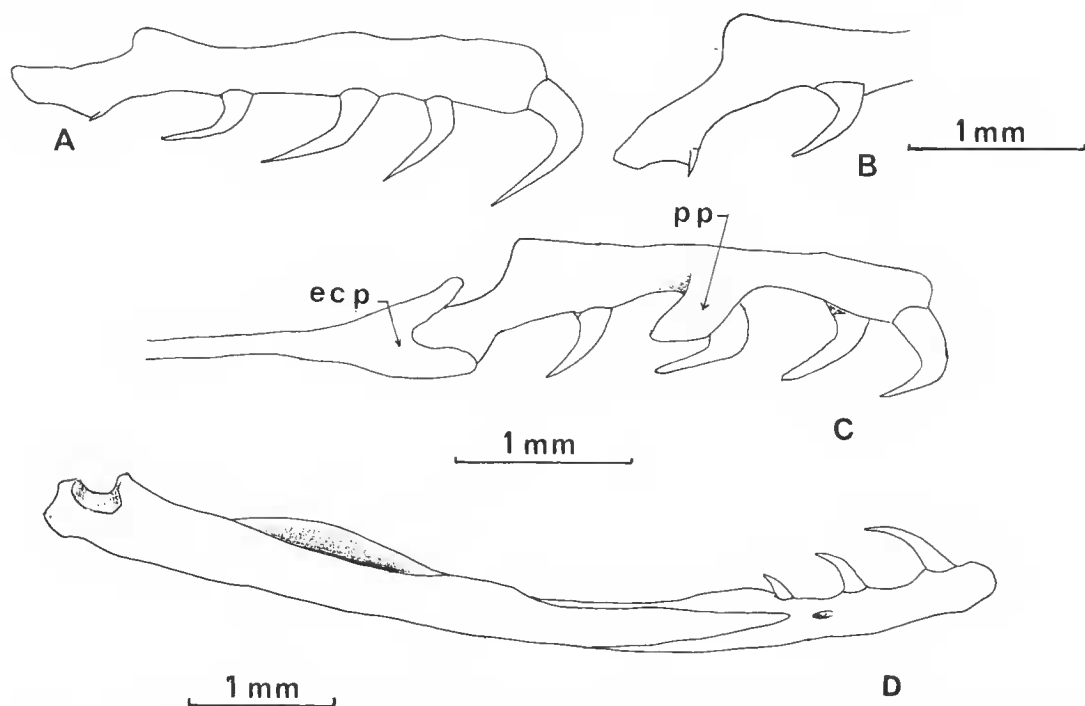


FIG. 5. — *Atractus zidoki* nov. sp. A, B, vue latérale de l'os maxillaire droit du paratype. A, vue d'ensemble; B, vue du processus ptérygoïde (talon postérieur). C, vue médiale de l'os maxillaire gauche et de l'ectoptérygoïde (eep., ectoptérygoïde; pp., processus palatin). D, hémimandibule droite du paratype vue par sa face latérale.

Données ostéologiques

La fixation des spécimens dans un formol probablement non tamponné a déterminé une décalcification du squelette. Il n'a donc pas été possible d'utiliser la radiographie pour

examiner la morphologie du crâne et de l'axe vertébral. Nous avons disséqué les os des mâchoires sur l'exemplaire femelle dont la tête était endommagée.

L'os maxillaire porte cinq dents, son bord postérieur est au niveau du bord antérieur de la 5^e supralabiale ; la première dent se fixe sur l'extrémité antéro-ventrale de l'os et sa base est projetée presque à l'horizontale avant de se recourber en crochet (fig. 5 A-B). Les trois suivantes sont à peu près égales en taille, et sont implantées à égale distance les unes des autres, laissant entre elles de grands diastèmes. Enfin, le talon postérieur de l'os maxillaire (processus ptérygoïde) porte une cinquième dent minuscule à son angle antéro-ventral. Le processus palatin, bien développé, naît sur la face linguale entre la 2^e et la 3^e dent (fig. 5 C).

Le bord dorsal du maxillaire est très faiblement convexe dans ses trois quarts antérieurs, puis légèrement concave au niveau de la 4^e dent. Le processus maxillaire de l'ectoptérygoïde est bifurqué ; la branche ventrale vient s'articuler sur une partie seulement de la face linguale du talon maxillaire. La mandibule est très grêle et longue, par sa portion postdentaire (fig. 5 D). Le dentaire est au contraire court et ne porte que 3 dents de taille décroissante, sa portion antérieure est épaissie en bouton symphysaire.

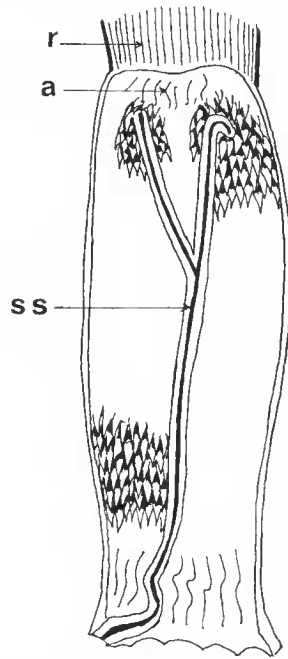


FIG. 6. — *Atractus zidoki* nov. sp. Représentation schématique de l'hémipénis gauche du type, disséqué *in situ*. a., apex ; r., muscle rétracteur ; s.s., sillon spermatique.

Hémipénis (fig. 6)

Un des hémipénis était en partie éversé lors de la fixation de l'animal, l'autre a été disséqué *in situ* en l'ouvrant par la face ventrale, correspondant à la face caudale de l'organe éversé maintenu perpendiculairement à l'axe du corps (Gasc, 1968).

L'organe, peu différencié, est constitué d'un lobe unique, orné de façon uniforme d'épines sauf à sa base qui est nue, formant la poche plissée décrite classiquement chez *Atractus* (DOWLING et SAVAGE, 1960 ; SAVAGE, 1960). *In situ*, un renforcement longitudinal de la paroi apparaît sur la face dorsale, tandis que le sillon spermatique qui contourne la base par la face médiale (celle qui regarde l'autre hémipénis), se poursuit sur la face ventrale, se divise et passe distalement sur la face dorsale jusqu'à l'apex non différencié (pas de cupules nettes mais une petite zone dépourvue d'épines).

Le muscle grand rétracteur ne montre aucune division au niveau de son insertion sur l'apex.

DISCUSSION

Le genre *Atractus* de WAGLER (1828) regroupe une partie des espèces américaines de Colubridés au mode de vie plus ou moins souterrain que BOIÉ l'aîné avait regroupé en 1827 sous le terme *Calamaria* dans son ouvrage non publié sur « l'Erpétologie de Java ». Le terme de Calamariens a ainsi désigné pendant longtemps des espèces d'origines géographiques fort différentes, incluses au fur et à mesure de leur description dans des genres nouveaux. *Rabdosoma*, créé par DUMÉRIL (1853), a constitué le pivot central autour duquel ont gravité, au fil des tentatives de mise en synonymie, des espèces décrites comme types d'autres genres (*Elapoides* Boie, 1827, *Catostoma* et *Geophis* Wagler, 1830, *Colobognathus* W. Peters, 1859, *Adelphicos* Jan, 1862, *Dirosema* Boulenger, 1894, sans signaler les genres nettement extraliminaires).

Les différentes tentatives de clarification ont abouti à une distinction des genres américains *Atractus* et *Geophis* sur la base des caractères suivants (SAVAGE, 1960 ; DOWNS, 1967) : *Atractus*, 15 ou 17 rangées d'écailles lisses, sans fossette apicale. Une écaille temporale antérieure. Une seule paire de mentonnières. Hémipénis bilobé à l'extrémité, sans cupules. Distribution au sud de Panama et de la Colombie septentrionale. *Geophis*, 15 ou 17 rangées d'écailles lisses ou carénés, sans ou à double fossette apicale. Zéro ou une temporale antérieure, une ou deux paires de mentonnières. Hémipénis simple ou bilobé à capsules apicales au moins. Distribution au nord depuis Panama et le nord-ouest de la Colombie. Ainsi apparaît clairement, comme le soulignent les auteurs cités ci-dessus, une certaine disparité dans la définition de ces deux genres : alors qu'*Atractus* semble homogène, au moins pour les formes vues par SAVAGE, *Geophis* est manifestement hétérogène, et on peut soupçonner qu'il s'agit d'un ensemble non naturel. Il est par conséquent logique de rechercher les groupements d'espèces au sein de ce genre, et d'étendre la comparaison au-delà, avec des formes apparemment voisines situées dans des genres distincts, au sein d'un ensemble définissant une fraction des Dipsadidés (au sens d'UNDERWOOD, 1967). Il est dommage à cet égard que cette tentative réalisée par DOWNS n'ait pas inclus le même éventail de caractères que celui envisagé par UNDERWOOD, au niveau du crâne en particulier. Reprenant l'hypothèse de DUNN (1935), DOWNS envisage les relations phylogénétiques suivantes : à partir d'une forme généralisée, illustrée par certaines espèces de *Ninia*, se serait constituée une lignée à tendance souterraine (*Geophis*, *Atractus*, *Adelphicos*) et une lignée arboricole (*Tropidodipsas*, *Sibon*...). La difficulté naît d'un examen détaillé des caractères. En bonne logique, si l'on veut fonder une classification sur les relations d'affinité réelle, issues du processus évolutif, il est nécessaire de constituer pour chaque espèce une série polarisée d'états pou-

vant raisonnablement dériver les uns des autres. Cette démarche a été analysée, actualisée et formalisée par HENNIG (1966). Son application est particulièrement difficile avec les caractères dont nous disposons pour cet ensemble de Serpents : pour la plupart nous sommes incapables de dire quel est l'état que nous devons considérer comme évolué (apomorphe), et le petit nombre de cas où cette reconnaissance est possible laisse planer la suspicion d'une convergence. C'est ainsi qu'on peut reconnaître la réduction du nombre des plaques céphaliques comme un état évolué. Mais en l'absence de recoupements par d'autres séries de caractères, on risque de confondre ainsi des états convergents, particulièrement chez des animaux dont le mode de vie plus ou moins souterrain implique des traits communs évidents. Les écailles sont-elles lisses avant d'être carénées, les fossettes disparaissent-elles, ou bien l'inverse ? Même l'organe copulateur, abondamment utilisé en systématique, surtout depuis la systématisation de sa description introduite par DOWLING et SAVAGE (1960), ne fournit pas de réponse claire pour les Dipsadidés, où, comme UNDERWOOD (1967) le signale, tous les états sont présents. Il se peut en effet que cet organe ait subi une simplification secondaire par réduction d'un lobe ou d'une branche du sillon spermatique. Les caractères vertébraux, spécialement la présence d'hypapophyses dans la portion postérieure du tronc, posent le même type de problème à l'interprétation. Ces apophyses, qui constituent des sites pour l'insertion de faisceaux musculaires, tendent à subsister dans la région cervicale seulement dans l'ensemble des Tétrapodes. Mais leur maintien dans la région précardiaque ou dans la totalité du tronc chez certains Serpents (par ex. *Ninia*) ne peut être considéré comme un caractère primitif dans la mesure où il est lié à la présence de couches musculaires sous-vertébrales différenciées (m. parapophyso-hypapophysaire) donc à la spécialisation locomotrice de formes apodes. C'est donc là encore un caractère qu'il faut associer avec d'autres : en fait, c'est tout l'ensemble de la morphologie vertébrale qui doit être prise en compte à la lumière de sa signification fonctionnelle (GASC, 1976). Il semble bien, par conséquent, que l'on ne pourra avancer une interprétation systématique cohérente de cette fraction des Colubridés sud-américains sans une meilleure connaissance de ces formes secrètes, de leur répartition et de leur biologie, et sans l'introduction d'autres caractères que ceux envisagés jusqu'alors. En attendant, nous sommes bien obligés de reconnaître que l'espèce décrite ici entre bien mal dans les cadres existants.

L'examen de tous les caractères pour lesquels nous avons trouvé des termes de comparaison dans la littérature et sur les spécimens conservés dans les collections du Muséum de Paris permet de l'incorporer au genre *Atractus*.

La localisation géographique dans le bassin supérieur d'un fleuve de Guyane française serait une raison suffisante pour cette décision, si nous nous référons à la distribution connue jusqu'à ce jour des genres *Geophis* et *Atractus*, dont les aires de répartition ne se recouvraient que dans le nord-ouest colombien. Mais nous décrirons dans un travail ultérieur une espèce nouvelle de Guyane française appartenant au genre *Geophis* tel qu'il est aujourd'hui défini. Les fossettes apicales et les tubercules sont connues dans *Geophis* mais, selon DOWNS, ces caractères ne sont pas significatifs. On ne peut pas considérer leur absence chez *Atractus* comme un fait important tant qu'une recherche systématique de leur présence n'aura pas été effectuée dans toutes les espèces actuellement connues.

L'espèce que nous décrivons ici diffère de *Geophis* par l'association de deux caractères : la présence d'un talon postérieur du maxillaire et l'ornementation de l'hémipénis. SAVAGE (1960) a regroupé les espèces d'*Atractus*, sur la base du matériel équatorien, en trois ensembles

se fondant sur la denture, la coloration, l'écaillage céphalique et les hémipénis. L'application de ces critères de distinction à l'espèce décrite ici se révèle incohérente. La coloration, avec une tendance à un motif longitudinal, la taille importante des préfrontales, et les dents coniques, séparées largement les unes des autres, sont caractéristiques des groupes *Trilineatus* et *Badius*. Cependant la forme en talon du processus ptérygoïde de l'os maxillaire, la rostrale plus large que haute, la brièveté de la loréale appartiennent au groupe *Elaps*.

Toutefois, c'est à l'intérieur du groupe *Trilineatus* qu'on rencontre le plus de ressemblances, spécialement avec *A. gaigae* pour la coloration, le nombre élevé d'écailles ventrales (plus de 185) et sous-caudales (25 à 40) et la réduction du nombre des dents maxillaires (5). Il nous paraît probable qu'au fur et à mesure de la découverte de nouvelles formes dans les régions peu prospectées jusqu'alors, et à l'issue d'un réexamen des formes connues sur une base plus grande de caractères, on parvienne à une définition plus cohérente des groupes d'espèces à l'intérieur de l'ensemble *Atractus* comme de *Geophis*. L'espèce nouvelle que nous venons de décrire, qui se distingue de toutes les espèces connues du genre *Atractus* par la possession de fossettes apicales et la présence de tubercules sur les écailles dorsales, pourrait alors trouver sa place ailleurs que dans ce genre.

Remerciements

Nous remercions Françoise et Pierre GRENAND pour leur collaboration éclairée, et les facilités de contact qu'ils savent créer entre les chercheurs naturalistes et la population indienne ; M. le Pr. BRYGOO qui nous a accueillis au laboratoire des Reptiles et Amphibiens pour consulter les collections du Muséum avec toutes les commodités requises, et M. le Pr. P. E. VANZOLINI, directeur du Musée de Zoologie de São Paulo, qui nous a communiqué des références bibliographiques précieuses.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DIXON, J. R., et P. SOINI, 1977. — The Reptiles of the upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodilians, Turtles and Snakes. *Milwaukee publ. Mus., Contr. Biol. and Geol.*, **12** : 1-91.
- DOWLING, H. G., et J. M. SAVAGE, 1960. — A guide to the snake Hemipenis : a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica N. Y.*, **45** : 1, 17-27.
- DOWNES, F. L., 1967. — Intrageneric relationships among Colubrid snakes of the Genus *Geophis* Wagler. *Miss. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, n° 131 : 1-193 + iv.
- DUMÉRIL, A. M. C., 1853. — Prodrome de la classification des reptiles ophidiens. *Mém. Acad. Sci. Paris*, **23** : 399-536.
- DUMÉRIL, A. M. C., et G. BIBRON, 1834-1854. — *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles*. Paris, Librairie encyclopédique de Roret. 9 vol.
- DUNN, E. R., 1928. — A tentative key and arrangement of the american genera of Colubridae. *Bull. Antivenin Inst. Amer.*, **2** (1) : 18-24.
- 1935. — The snakes of the genus *Ninia*. *Proc. natn. Acad. Sci. USA*, **21** (1) : 9-12.
- GASC, J. P., 1968. — Morphologie des hémipénis chez *Vipera ursinii ursinii* (Bonaparte) et discussion biogéographique sur la répartition des espèces du genre *Vipera* en Europe occidentale. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **40** (1) : 95-101.

- 1976. — Snake vertebrae. A mechanism or merely a taxonomist's toy ? *In* : A d'A. BELLAIRS and G. B. COX, Morphology and Biology of Reptiles. Linn. Soc. symp. ser., Academic Press, London, n° 3 : 177-190.
- HENNIG, W., 1966. — Phylogenetic systematics. Urbana Univ. Illinois Press. 263 p.
- JAN, G., 1862. — Prodomo dell'Iconografia generale degli ofidi. *Arch. Zool. Anat. Fis.*, **2** : 14.
- PETERS, J. A., et B. OREJAS-MIRANDA, 1970. — Catalogue of the Neotropical squamata : Part I. Snakes. Smithson. Inst. Press, Bull. 297, Washington, 347 p.
- ROZE, J. A., 1966. — La taxonomie y Zoogeografia de los ofidios de Venezuela. Univ. Central de Venezuela, Caracas. 13-362.
- SAVAGE, J.-M., 1960. — A revision of the Ecuadorian Snakes of the genus *Atractus*. *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.*, n° 112 : 1-86.
- SCHLEGEL, H., 1837. — Essai sur la physionomie des Serpents. J. Kips, J. H. E. et W. P. van Stokum, La Haye, 2, 606 p. + xv.
- UNDERWOOD, G., 1967. — A contribution to the classification of Snakes. British Museum pub., 179 p.
- WAGLER, J., 1828. — Auzüge aus seinem systema amphibiorem. *Isis von Oken*, 21, cols 740-744.

Manuscrit déposé le 10 janvier 1978.